昆虫学报 *Acta Entomologica Sinica*, August 2016, 59(8): 854 – 864 doi: 10.16380/j.kcxb.2016.08.007

绿盲蝽为害对枣树叶片光合作用及叶绿素荧光特性的影响

李庆亮，谭 伟，李 捷*，李夏鸣，黄军保，庞传明，赵龙龙

（山西省农业科学院果树研究所，果树种质创制和利用山西省重点实验室，山西晋中 030815）

摘要：【目的】探讨绿盲蝽 *Apolygus lucorum* (Meyer-Dür) 为害对枣树叶片光合作用的影响及其机制。【方法】以一年生冬枣 *Zizyphus jujuba* cv. Dongzao 和酸枣 *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* 树叶片为试材，测定了绿盲蝽为害 1, 3, 5 和 7 d 时枣树叶片光合速率、气体交换、叶绿素荧光参数和叶绿素含量的变化。【结果】绿盲蝽为害 3, 5 和 7 d 时冬枣叶片的净光合速率（net photosynthesis rate, *Pn*）较对照分别降低了 55.83%, 55.42% 和 59.61%；而酸枣叶片净光合速率仅在 5 和 7 d 时较对照分别降低了 26.66% 和 27.34%。冬枣叶片的气孔导度被绿盲蝽为害 3, 5 和 7 d 时较对照明显降低。冬枣叶片光合速率的下降与气孔导度（stomatal conductance, *Gs*）和总叶绿素含量的下降呈显著正相关，而酸枣叶片光合速率的下降仅与叶绿素含量显著正相关。绿盲蝽为害后冬枣和酸枣叶片的快速荧光诱导曲线受到显著影响。冬枣叶片的最大光化学效率（maximum photochemical efficiency, *Fv/Fm*）在绿盲蝽为害不同时间时相对于对照明显降低，而酸枣叶片没有受到明显的影响。绿盲蝽为害不同时间对冬枣和酸枣叶片的光系统Ⅱ放氧复合体（oxygen-evolving complex, OEC）以及光反应活性中心均造成了伤害，但酸枣受到的伤害程度明显低于冬枣。绿盲蝽为害 5 和 7 d 后冬枣叶片的光系统Ⅱ的电子传递活性降低，而酸枣叶片光系统Ⅱ的电子传递活性没有受到显著影响。绿盲蝽为害导致冬枣和酸枣叶片的电子传递的量子产额较对照明显降低，酸枣叶片中的降低幅度低于冬枣。【结论】绿盲蝽为害造成枣树叶片净光合速率明显降低，不同品种存在明显差异，冬枣叶片 *Pn* 降低程度明显高于酸枣。绿盲蝽为害后枣树叶片净光合速率的下降与叶绿素含量降低呈显著正相关。绿盲蝽为害影响了枣树叶片 PSⅡ的结构和功能，导致供体侧的 OEC 受到伤害，光合作用 PSⅡ反应中心失活，PSⅡ 反应中心关闭程度增加，电子传递活性受到了抑制，其中酸枣叶片 PSⅡ受到的影响明显低于冬枣叶片。

关键词：绿盲蝽；枣树；光合作用；叶绿素荧光；光系统

中图分类号：Q966 **文献标识码：**A **文章编号：**0454-6296(2016)08-0854-11

Effects of *Apolygus lucorum* (Hemiptera: Miridae) infestation on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of jujube leaves

LI Qing-Liang, TAN Wei, LI Jie*, LI Xia-Ming, HUANG Jun-Bao, PANG Chuan-Ming, ZHAO Long-Long (Shanxi Key Laboratory of Genetic Improvement and Use of Pomology, Pomology Institute, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Jinzhong, Shanxi 030815, China)

Abstract: 【Aim】 To explore the effects of *A. lucorum* infestation on photosynthesis of Chinese jujube leaves and their mechanisms. 【Methods】 The net photosynthetic rate (*Pn*), stomatal conductance, chlorophyll fluorescence parameters and total chlorophyll content of winter jujube (*Zizyphus jujuba* cv. Dongzao) and wild jujube (*Ziziphus jujuba* var. *spinosa*) leaves were investigated at 1, 3, 5 and 7 d after *A. lucorum* infestation. 【Results】 The *Pn* of winter jujube leaves declined by 55.83%, 55.42%

基金项目：国家自然科学基金项目(31301674)；山西省自然基金项目(2015011074)

作者简介：李庆亮，1985 年 2 月生，山东临清人，博士，助理研究员，研究方向为昆虫化学生态学，E-mail: liang85h@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: lijie303@yeah.net

收稿日期 Received: 2016-04-19；接受日期 Accepted: 2016-07-03

and 59.61% at 3, 5 and 7 d after *A. lucorum* infestation, respectively, while that of wild jujube leaves only decreased by 26.66% and 27.34% at 5 and 7 d, respectively. The reduction of *Pn* of winter jujube leaves was positively correlated with the reduction of stomatal conductance and chlorophyll content, while that of wild jujube leaves was only positively correlated with chlorophyll content. The chlorophyll a fluorescence transient of winter jujube and wild jujube leaves changed significantly after *A. lucorum* infestation. *A. lucorum* infestation reduced the maximum photochemical efficiency (*Fv/Fm*) of winter jujube leaves at 3, 5 and 7 d, but did not significantly affect *Fv/Fm* of wild jujube leaves. *A. lucorum* infestation severely damaged the oxygen-evolving complex (OEC) and light reaction activity center of winter jujube and wild jujube leaves, but with less injury to wild jujube leaves than to winter jujube leaves. The electron transport activity of PSⅡ in winter jujube leaves was inhibited at 5 and 7 d after *A. lucorum* infestation. However, *A. lucorum* infestation did not affect the electron transport activity of PSⅡ in wild jujube leaves. *A. lucorum* infestation reduced the quantum yield of electron transfer in winter jujube and wild jujube leaves, but with less injury to wild jujube leaves than to winter jujube leaves. 【Conclusion】*A. lucorum* infestation decreases *Pn* of jujube leaves, with higher reduction degree in winter jujube leaves than in wild jujube leaves. The decrease in chlorophyll content caused by *A. lucorum* infestation has a significant positive relation with the reduction of *Pn* of winter jujube and wild jujube leaves. *A. lucorum* infestation damages the structure and function of PSⅡ of jujube leaves, the OEC reaction centers of PSⅡ donor side are damaged and the electron transportation of PSⅡ is also inhibited by *A. lucorum* infestation, but with more severe influence on winter jujube leaves than on wild jujube leaves.

Key words: *Apolygus lucorum*; jujube; photosynthesis; chlorophyll fluorescence; photosystem

枣是我国传统果品,枣树在我国种植已有3 000年的历史(刘孟军, 1999)。枣树作为绿盲蝽 *Apolygus lucorum* (Meyer-Dür)的主要越冬寄主,在绿盲蝽越冬卵孵化时枣树叶片开始萌动,导致枣树新生叶片受到严重的伤害。在我国枣产区,枣树的被害率已经由1997年的20% ~30%上升到现在的80% ~90%,且危害程度在逐年加大(周广芳和郭裕新, 1998; 侯宝顺等, 2006; 刘涛, 2010)。绿盲蝽主要危害枣树嫩叶、花和幼果,造成叶片斑驳失绿、缺刻(破头疯)、落花、落果等症状,经常造成大量减产,甚至绝产(李林懋等, 2012)。

随着农作物种植结构的调整以及害虫防治策略的改变,绿盲蝽已经由次要害虫成为我国农业生产过程中的主要害虫(Wu *et al.*, 2002; Lu *et al.*, 2010),为害逐年加重。绿盲蝽作为我国农业一种新兴的主要害虫,目前只有少数的研究表明绿盲蝽为害造成寄主叶片叶绿素含量降低(魏书艳等, 2010),还没有关于绿盲蝽为害对寄主光合作用影响的研究报道。光合作用是植物最重要的基础生理过程,刺吸式昆虫通常会导致寄主植物叶片光合效率的下降,而这方面的研究主要集中于韧皮部取食昆虫蚜虫(Burd and Eliott, 1996; Franzen *et al.*, 2008)和烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Lin *et al.*, 1999; Li *et al.*, 2013)上。绿盲蝽虽然也属于刺吸式昆虫,但其取食部位与蚜虫、烟粉虱不同(Labandeira and Phillips, 1996),绿盲蝽取食会对寄主植物的光合作用造成怎样的影响,是一个亟待研究的问题。

目前,随着枣树种植方式的改变,矮化密植成为了枣园的主要模式,叶片的光合作用强弱直接关系到枣园的产量,因此深入研究绿盲蝽为害对枣树叶片光合作用的影响,比较不同品种之间光合作用的响应差异,初步探明绿盲蝽对枣树生理的影响机制,对进一步揭示绿盲蝽和寄主植物的互作关系具有重要的理论和实践意义,同时能够为绿盲蝽防治的经济阈值及枣树抗虫育种提供理论依据。

1 材料与方法

试验于2014年5月至2015年7月在山东农业大学园艺学院试验基地以及山西省农业科学院果树研究所中试基地完成。

1.1 供试植物

冬枣 *Ziziphus jujuba* cv. Dongzao 和酸枣 *Ziziphus jujuba* var. *spinosa*,一年生苗子,栽入花盆(直径 = 35 cm,高度 = 30 cm),每盆一株,放入无虫网室,正常管理,并定期浇肥料水(N: P: K = 20: 20: 20)。

1.2 供试昆虫

绿盲蝽采自山西省农业科学院果树研究所枣资

源圃冬枣上,在实验室中光照培养箱中用四季豆饲养,温度为 23 ±0.5℃,相对湿度为 75%±1%,光周期为 12L∶12D。

1.3 前侵染处理

使用 120 目尼龙网及货架角铁制作罩笼(长×宽×高 =120 cm×120 cm×120 cm),每个罩笼内放置同一品种的一年生枣苗 6 株。每个品种选取 4 个罩笼(24 株枣苗)进行接虫,在枣苗萌芽后 20 d 每个罩笼内接入 120 头绿盲蝽成虫任其为害,接虫时在每株枣苗的根茎部放置一个指形管,每个指形管内装有 20 头绿盲蝽成虫。以同样罩笼处理长势相同的未接虫植株作对照(CK),每个品种设置 24 个重复。实验在恒温培养室中进行,温度为 23 ±2℃,相对湿度为 75%±5%,光周期为 12L∶12D。

1.4 光合速率测定

在绿盲蝽为害的 1, 3, 5 和 7 d 分别选取冬枣和酸枣苗为害程度相同且同一部位的叶片,对照植株选取相应叶位的叶片,使用 CIRAS-2 便携式光合系统(PPSystems, 英国)测定净光合速率(net photosynthetic rate, *Pn*)、气孔导度(stomatal conductance, *Gs*)以及胞间二氧化碳浓度(intercelluar CO_2 concentration, *Ci*)。控制光强为 800 μmol/m^2 · s, CO_2 浓度为 360 μl/L, 温度为 25℃。被为害的冬枣和酸枣各取 12 株进行测定,每株枣苗选取一个叶片,在每个叶片的左右两侧分别进行测定。未被为害的冬枣和酸枣同样各取 12 株进行测定,测定方法与处理植株相同。

1.5 荧光参数的测定

在绿盲蝽为害的 1, 3, 5 和 7 d 分别选取冬枣和酸枣苗为害程度基本一致的叶片,冬枣和酸枣各取 12 株进行测定,每株枣苗选取一个叶片,在每个叶片的左右两侧分别进行测定。未被为害的冬枣和酸枣同样各取 12 株进行测定,测定方法与处理植株相同。

采用 FMS-2 型便携脉冲调制式荧光仪(Hansatech, 英国)测定 *Fo*, *Fm*, *Fm'*, *Fs* 和 *Fo'* 等荧光参数。测定暗适应下叶片叶绿素荧光时,将叶片夹入暗适应夹暗适应 20 min。测定 *Fs* 和 *Fm'* 时,使用 FMS-2 的作用光光源,在 600 μmol/m^2 · s 作用光下,将材料充分进行光化学启动达到稳态,测得稳态荧光 *Fs*,然后启动饱和脉冲光测得 *Fm'*,接着启动远红光测得 *Fo'*。

利用连续激发式荧光仪(Handy PEA, Hansatech, 英国)测定快速叶绿素荧光诱导曲线。从 OJIP 曲线上可直接获得如下参数(Strasser, 1997):F_O 为最小荧光(20 μs),F_K 为 K 点(300 μs)的荧光,F_J 为 J 点(2 ms)的荧光,F_I 为 I 点(30 ms)的荧光,*Fm* 为为 0.3 ~2 s 之间的最大荧光。通过 JIP-test 分析得到的 OJIP 曲线,可得到如下参数:PSⅡ最大光化学效率:$\varphi Po = TRo/ABS = Fv/Fm$;J 点相对荧光:$V_J = (F_J - F_O)/(Fm - F_O)$;捕获的激子将电子传递到电子传递链中超过 QA 的其他电子受体的概率:$\varphi Eo = ETo/TRo = 1 - V_J$;单位面积有活性反应中心数目:$RC/CS = Fm \times \varphi P_O \times (V_J/M_O)$;K 点相对可变荧光:$W_K = (F_K - F_O)/(F_J - F_O)$。用($Fm - F_O$)进行标准化后相对可变荧光的变化:$Vt = (Ft - F_O)/(Fm - F_O)$。

1.6 叶绿素含量测定

叶绿素含量用乙醇浸提法测定(赵世杰等, 2002)。

1.7 数据统计分析

数据分析使用 EXCEL2013 和 SPSS16.0,采用单因素方差分析进行方差分析($P < 0.05$),相关性分析采用 Pearson 相关性进行分析。

2 结果

2.1 绿盲蝽为害不同时间对冬枣和酸枣叶片光合参数的影响

绿盲蝽为害对酸枣和冬枣叶片净光合速率的影响是不同的。健康冬枣和酸枣叶片(对照)的净光合速率未随时间发生明显的变化($P > 0.05$)(图 1: A; 图 2: A);在为害 1 d 时,两个品种的叶片与对照相比差异不显著,但在 3, 5 和 7 d 时,与对照相比,为害冬枣叶片的净光合速率分别降低了 55.83%, 55.42% 和 59.61% ($P < 0.05$)(图 1: A),酸枣叶片净光合速率降低幅度分别为 14.07% ($P > 0.05$), 26.66% 和 27.34% ($P < 0.05$)(图 2: A)。绿盲蝽为害后,冬枣叶片的气孔导度变化与净光合速率的变化规律基本一致,在 3, 5 和 7 d 相对于对照分别降低了 52.31%, 69.24% 和 63.28% ($P < 0.05$)(图 1: B);而酸枣叶片的气孔导度没有明显的变化($P > 0.05$)(图 2: B)。绿盲蝽为害对酸枣和冬枣叶片的胞间二氧化碳浓度未造成影响($P > 0.05$)(图 1: C; 图 2: C)。与对照叶片相比,绿盲蝽为害 7 d 后,酸枣和冬枣叶片的总叶绿素含量均显著下降,但是冬枣降低的幅度(24.79%)大于酸枣降低的幅度(13.21%)(图 1: D; 图 2: D)。

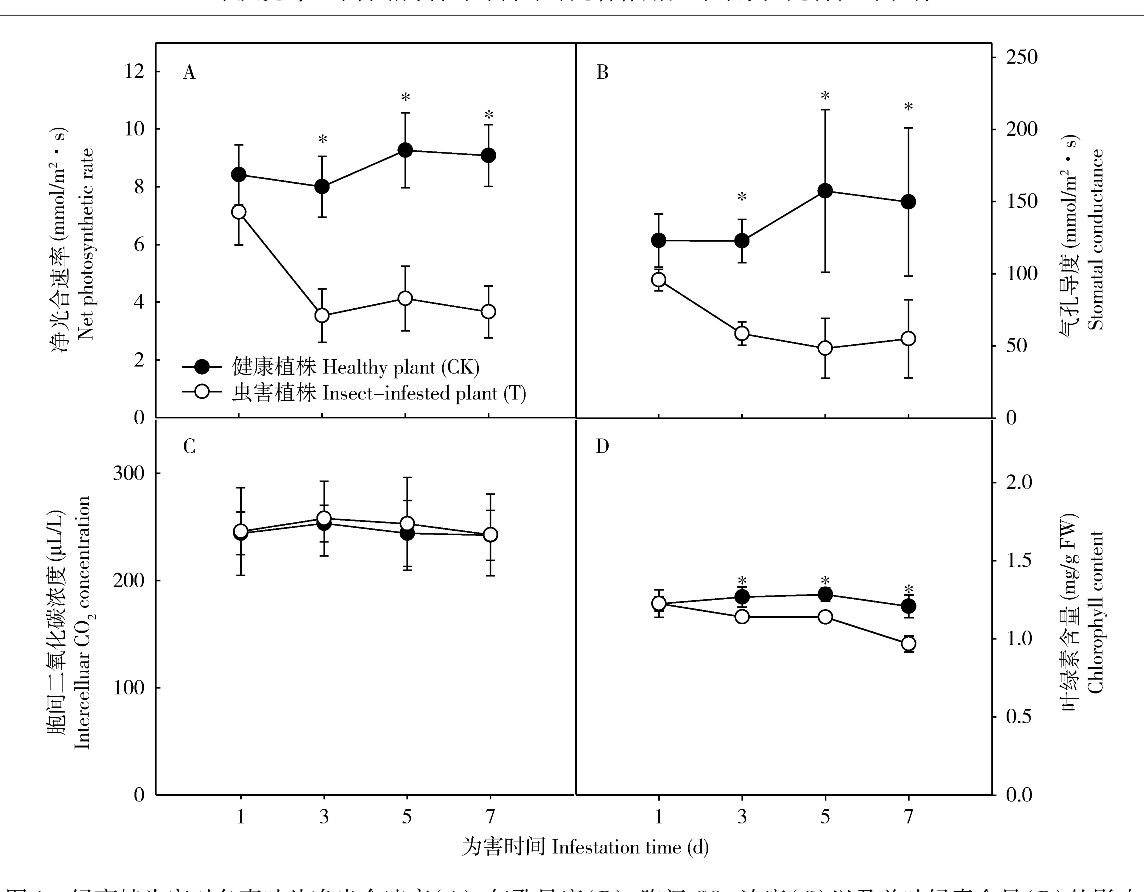


图 1　绿盲蝽为害对冬枣叶片净光合速率(A)、气孔导度(B)、胞间 CO_2 浓度(C)以及总叶绿素含量(D)的影响

Fig. 1　Effects of *Apolygus lucorum* infestation on photosynthetic rate (A), stomatal conductance (B), intercellular CO_2 concentration (C) and total chlorophyll content (D) of *Ziziphus jujuba* cv. Dongzao leaves

图中数据为平均值 ± 标准误;星号表示差异显著(单因素方差分析, $P<0.05$);下图同。Data in the figure are mean ± *SE*. The asterisk indicates significant difference (one-way analysis of variance, $P<0.05$). The same for the following figures.

绿盲蝽为害后冬枣叶片光合速率的变化与气孔导度呈显著正相关(Pearson 相关系数 =0.970, $P<0.01$)(图 3：A),而酸枣叶片的光合速率的变化与气孔导度的相关性不强(Pearson 相关系数 =0.428, $P>0.05$)(图 3：B)。绿盲蝽为害后冬枣和酸枣叶片光合速率的降低与叶绿素含量的降低均呈显著正相关,Pearson 相关系数分别为 0.809 和 0.783($P<0.05$)(图 4)。

2.2　绿盲蝽为害不同时间对冬枣和酸枣叶片快速叶绿素荧光动力学曲线的影响

绿盲蝽为害 3, 5 和 7 d 后冬枣和酸枣叶片快速叶绿素荧光动力学曲线(OJIP 曲线)相对于对照发生了显著的变化(图 5)。与对照相比,绿盲蝽为害的冬枣叶片在 5 d 时 OJIP 曲线变化最为明显,特别是 J 点和 K 点的相对荧光显著升高,其次为 7 和 3 d;酸枣叶片的 OJIP 曲线在 7 d 时变化最为明显,其次为 5 和 3 d,并且酸枣叶片 OJIP 曲线的变化幅度明显低于冬枣叶片。

2.3　绿盲蝽为害不同时间对冬枣和酸枣叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线参数的影响

从图 7(A)可以看出,绿盲蝽为害不同时间对酸枣叶片的最大光化学效率(maximum photochemical efficiency, *Fv/Fm*)没有造成明显的不利影响,但冬枣叶片的 *Fv/Fm* 在绿盲蝽为害 3, 5 和 7 d 时相对于对照明显降低($P<0.05$),其中在 5 d 时降低的最为显著(图 6：A)。与对照相比,绿盲蝽为害 3, 5 和 7 d 时,冬枣叶片 K 点的可变荧光(relative variable fluorescence at K-step, W_K)分别增加了 12.71%, 35.32% 和 22.22% ($P<0.05$)(图 6：B),而酸枣叶片的 W_K 仅在 5 和 7 d 明显增加,升高幅度分别为 9.65% 和 13.51% ($P<0.05$)(图 7：B)。与对照相比,绿盲蝽为害为害 3, 5 和 7 d 时,冬枣叶片单位面积有活性的反应中心的密度(density of PS Ⅱ reaction centers per excited cross-section, *RC/CS*)分别降低了 24.23%, 29.53% 和 30.89% ($P<0.05$)(图 6：C),而酸枣叶片的 *RC/CS*

图 2　绿盲蝽为害对酸枣叶片净光合速率(A)、气孔导度(B)、胞间 CO_2 浓度(C)以及总叶绿素含量(D)的影响

Fig. 2　Effects of *Apolygus lucorum* infestation on the net photosynthetic rate (A), stomatal conductance (B), intercelluar CO_2 concentration (C) and total chlorophyll content (D) of *Zizyphus jujuba* var. *spinosa* leaves

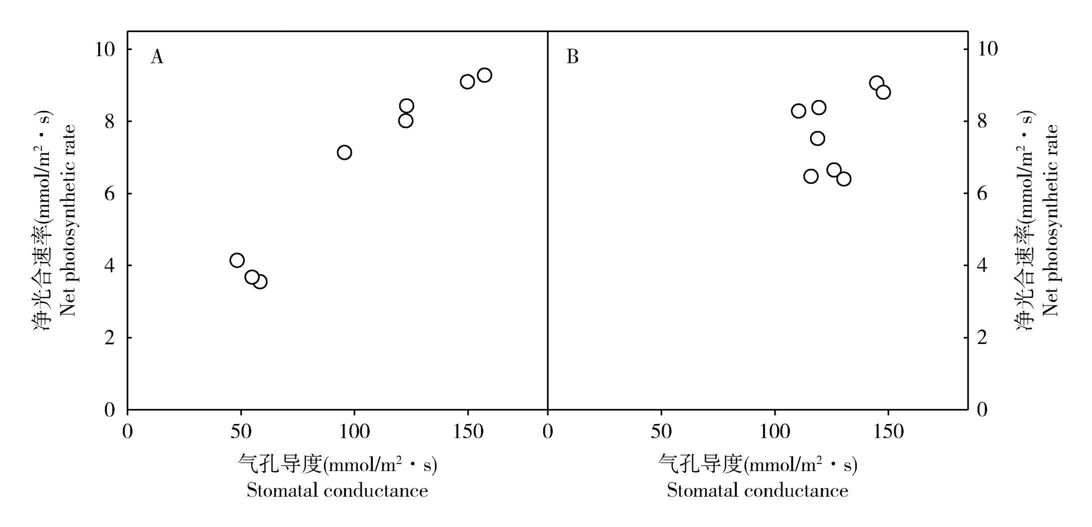


图 3　冬枣(A)和酸枣(B)叶片净光合速率与气孔导度相关性

Fig. 3　Correlation between net photosynthetic rate and stomatal conductance in *Ziziphus jujuba* cv. Dongzao (A) and *Zizyphus jujuba* var. *spinosa* (B) leaves

仅在 5 和 7 d 分别降低了 7.49% 和 16.35% ($P<0.05$)(图 7: C)。*φEo* 反映了电子传递的量子产额。绿盲蝽为害 3, 5 和 7 d 时冬枣叶片 *φEo* 相对于对照分别降低了 19.59%, 34.91% 和 43.71% ($P<0.05$)(图 6: D),而酸枣叶片的 *RC/CS* 仅在 5 和 7 d 分别降低了 19.51% 和 28.99% ($P<0.05$)(图 7: D)。

2.4　绿盲蝽为害不同时间对冬枣和酸枣叶片荧光淬灭参数的影响

健康冬枣叶片和酸枣叶片的光化学淬灭系数(photochemical quenching coefficient, *qP*)随着时间变

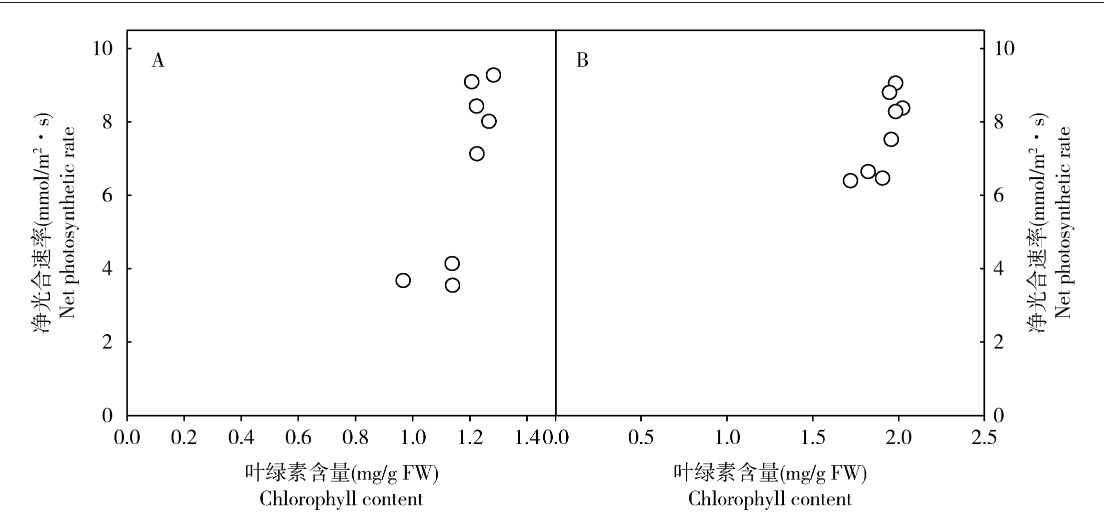


图 4　冬枣(A)和酸枣(B)叶片净光合速率与叶绿素含量相关性

Fig. 4　Correlation between net photosynthetic rate and chlorophyll content in *Ziziphus jujuba* cv. Dongzao (A) and *Zizyphus jujuba* var. *spinosa* (B) leaves

A
1d-CK
1d-T
3d-CK
3d-T
5d-CK
5d-T
7d-CK
7d-T
叶绿素相对可变荧光强度
Relative variable chlorophyll a fluorescence intensity
时间Time (ms)

B
1d-CK
1d-T
3d-CK
3d-T
5d-CK
5d-T
7d-CK
7d-T
叶绿素相对可变荧光强度
Relative variable chlorophyll a fluorescence intensity
时间Time (ms)

图 5　绿盲蝽为害对冬枣(A)和酸枣(B)叶片快速叶绿素荧光动力学曲线(标准化后)的影响

Fig. 5　Effects of *Apolygus lucorum* infestation on the chlorophyll a fluorescence transient (modified) of *Ziziphus jujuba* cv. Dongzao (A) and *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* (B) leaves

1d-, 3d-, 5d-, 7d-CK：分别为 1, 3, 5 和 7 d 的健康植株 Healthy plants at 1, 3, 5 and 7 d, respectively; 1d-, 3d-, 5d-, 7d-T：分别为虫害 1, 3, 5 和 7 d 的植株 Plants infected by insects for 1, 3, 5 and 7 d, respectively.

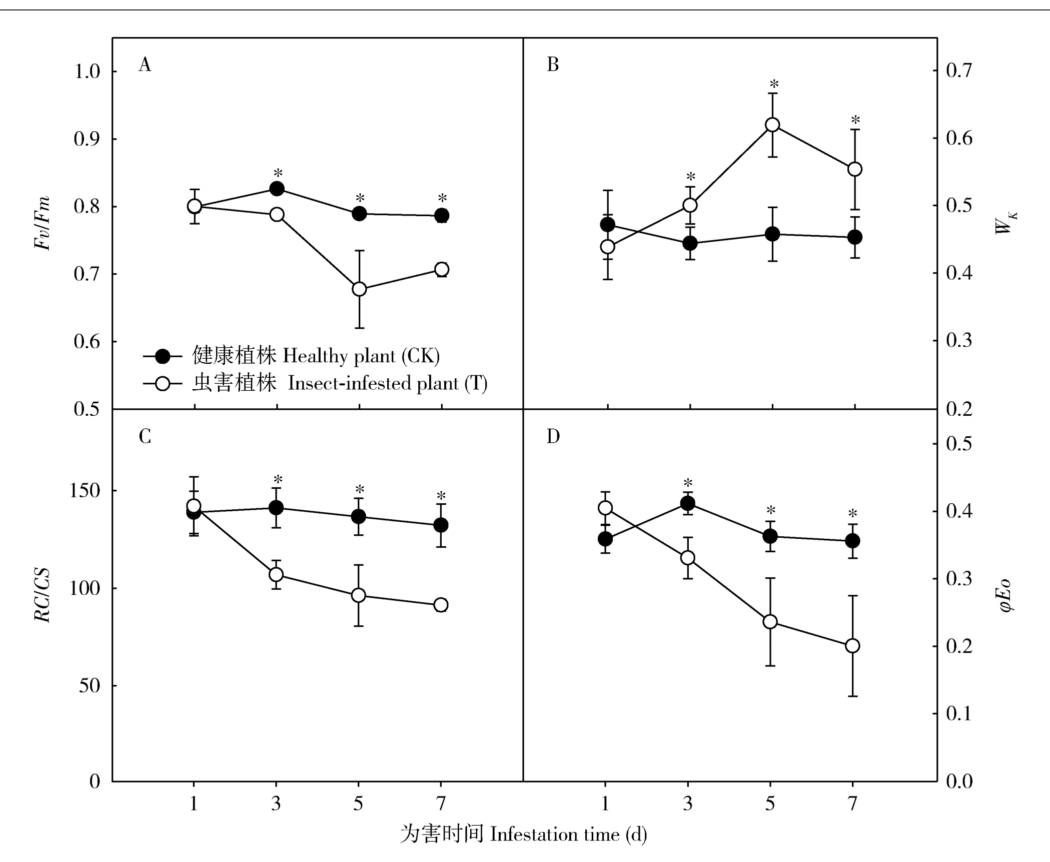


图 6 绿盲蝽为害对冬枣叶片 Fv/Fm（A），W_K（B），RC/CS（C）和 φEo（D）的影响

Fig. 6 Effects of *Apolygus lucorum* infestation on Fv/Fm (A), W_K (B), RC/CS (C) and φEo (D) of *Ziziphus jujuba* cv. Dongzao leaves

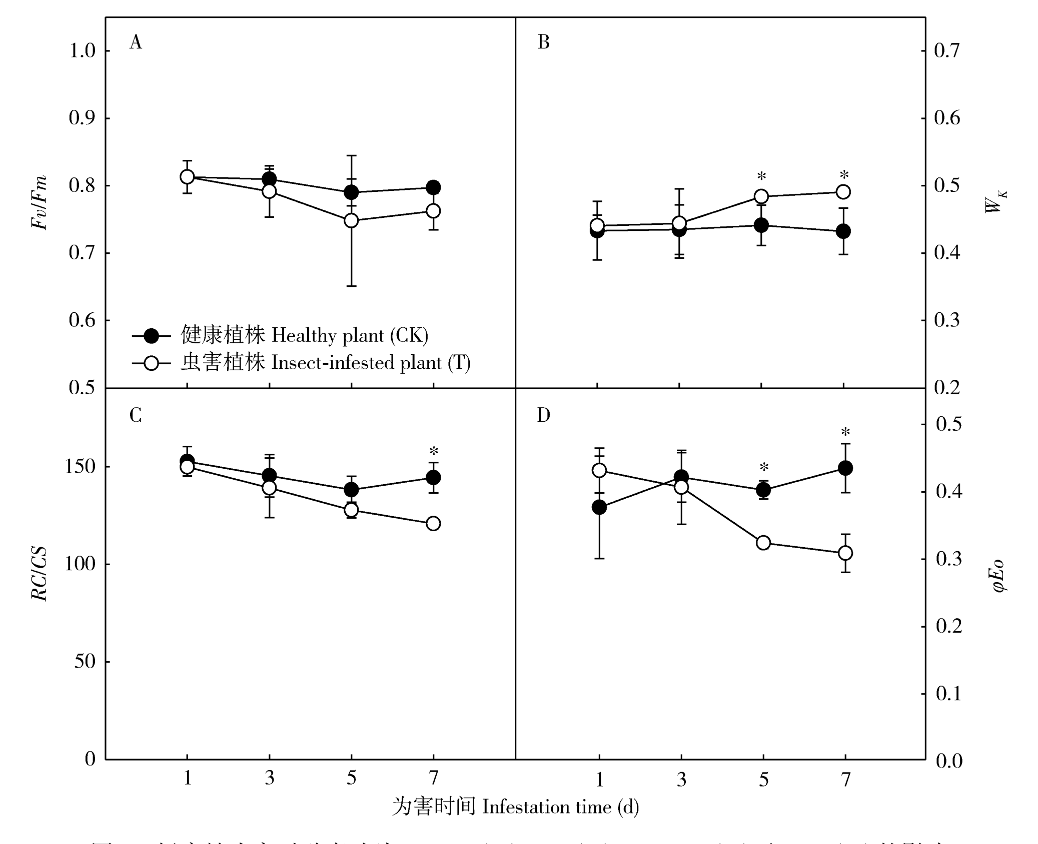


图 7 绿盲蝽为害对酸枣叶片 Fv/Fm（A），W_K（B），RC/CS（C）及 φEo（D）的影响

Fig. 7 Effects of *Apolygus lucorum* infestation on Fv/Fm (A), W_K (B), RC/CS (C) and φEo (D) of *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* leaves

化未发生明显变化(图 8：A；图 9：A)。绿盲蝽为害后,酸枣叶片的 *qP* 相对于对照没有明显变化(图 9：A)；而绿盲蝽为害 1 和 3 d 后,冬枣叶片 *qP* 没有明显影响,但在绿盲蝽为害 5 和 7 d 后,冬枣叶片的 *qP* 相对于对照明显降低,降低幅度分别为6.85% 和 14.09%($P<0.05$)(图 8：A)。绿盲蝽为害后,冬枣叶片的非光化学淬灭系数(non-photochemical quenching coefficient, *NPQ*)在不同时间相对于对照均明显增加,在 7 d 时升高的幅度最大($P<0.05$)(图 8：B),而酸枣叶片的 *NPQ* 在 3, 5 和 7 d 时相对与对照也显著升高($P<0.05$)(图 9：B)。

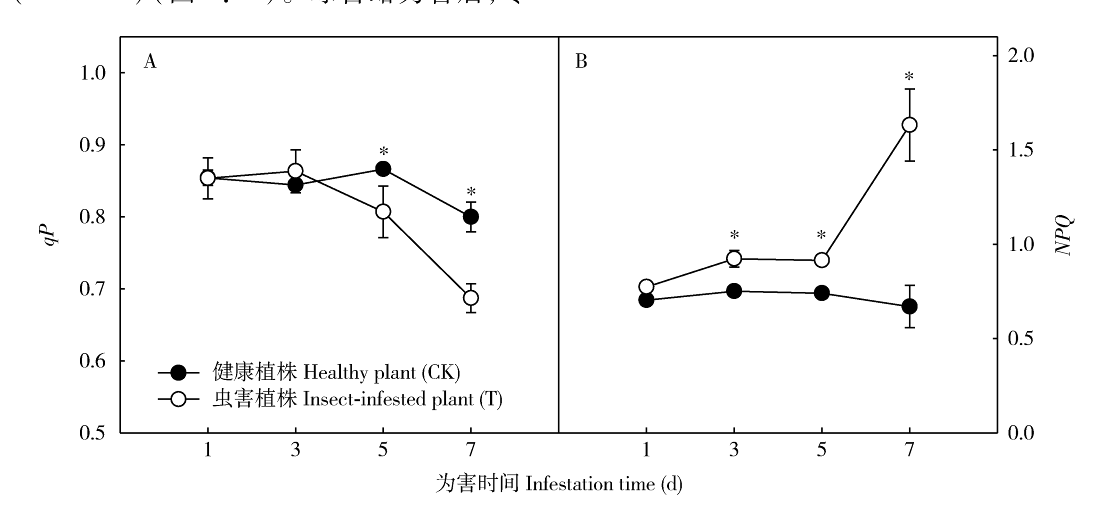


图 8　绿盲蝽为害对冬枣叶片光化学淬灭系数(*qP*)(A)及非光化学淬灭系数(*NPQ*)(B)的影响

Fig. 8　Effects of *Apolygus lucorum* infestation on photochemical quenching coefficient (*qP*) (A) and non-photochemical quenching coefficient (*NPQ*) (B) of *Ziziphus jujuba* cv. Dongzao leaves

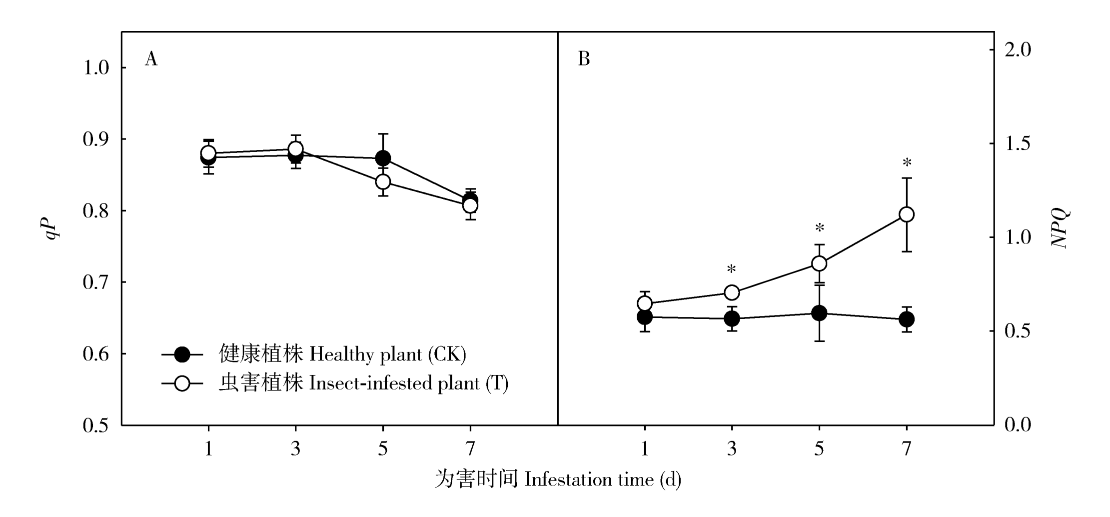


图 9　绿盲蝽为害对酸枣叶片光化学淬灭系数(*qP*)(A)和非光化学淬灭系数(*NPQ*)(B)的影响

Fig. 9　Effects of *Apolygus lucorum* infestation on photochemical quenching coefficient (*qP*) (A) and non-photochemical quenching coefficient (*NPQ*) (B) of *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* leaves

3　讨论

光合作用是植物生长发育的基础和生产力高低的决定性因素,是表征植物的重要生理指标(陈根云等, 2006),植食性昆虫对农业产量造成的损失主要是通过测量它们吃掉了多少叶片面积。但是很多昆虫取食后会造成没有受损害部位光合作用降低,这些间接的伤害造成的损失往往大于被直接取食的那部分叶片造成的损失。例如野生稻欧洲防风草被鳞翅目害虫取食掉 5% 的叶片后,同时还会造成剩余部分叶片光合速率降低 20% (Zangerl *et al.*, 2002)。本研究结果也表明,绿盲蝽为害枣树叶片不仅会造成枣树叶片出现缺刻、"破头疯"等物理伤

害的症状，还明显降低了不同品种的净光合速率，但是不同品种之间存在着明显的差异。

昆虫取食导致植物光合速率下降的因素有很多方面(Zvereva *et al*., 2010)，如改变植物的库源关系，降低气孔导度(Schaffer and Mason, 1990)，改变叶片的营养状态(Larson, 1998)，调节植物的水分和蔗糖的运输(Nabity *et al*., 2009)，降低叶片的叶绿素含量(McAuslane *et al*., 2004)等。绿豆、苜蓿、甜叶菊、大豆和 Bt 棉被绿盲蝽为害后叶片叶绿素含量明显降低(魏书艳等, 2010)。绿盲蝽为害后冬枣叶片光合速率下降与气孔导度和叶绿素的变化呈显著正相关(图 3：A；图 4：A)，而酸枣叶片光合速率的下降仅与叶绿素含量下降呈显著正相关(图 4：B)，这表明枣树叶片在绿盲蝽为害后净光合速率的下降不只是由气孔导度一个因素造成，叶绿素含量的降低是绿盲蝽为害影响枣树光合效率的重要因素之一。

当环境条件改变的时候，叶绿素荧光能够从一定程度上反映出环境因子对植物的影响(Christen *et al*., 2007)。B 型烟粉虱为害后烟草叶片快速荧光诱导曲线发生较为明显的变化，导致 PSⅡ的结构和功能发生变化(Li *et al*., 2013)。本研究发现，绿盲蝽为害后冬枣和酸枣叶片的快速荧光诱导曲线发生较为明显的变化，这也表明 PSⅡ的结构和功能发生了变化，但是酸枣叶片的变化幅度明显低于冬枣。*Fv/Fm* 的降低是生物和非生物胁迫对寄主植物叶片 PSⅡ光化学效率造成不利影响的典型标志(Krause and Weis, 1991；Burd and Eliott, 1996)，绿盲蝽为害对冬枣叶片的 PSⅡ光化学效率造成了不利影响，而酸枣叶片没有受到影响。

在 JIP-test 分析中，K 点的相对可变荧光 W_K 已被广泛用作放氧复合体(OEC)伤害的指标，W_K 上升幅度越大，说明 OEC 伤害程度越大(Strasser, 1997)。多种刺吸式害虫为害后会导致寄主植物 PSⅡ受体侧受到伤害，俄罗斯小麦蚜 *Diuraphis noxia* (Mordvilko)为害后对小麦叶片的 PSⅡ受体侧造成了伤害(Burd and Eliott, 1996)。B 型烟粉虱为害后烟草叶片 W_K 明显升高，表明 PSⅡ的 OEC 受到严重伤害(Li *et al*., 2013)。本研究表明，绿盲蝽为害不同时间对冬枣叶片的 OEC 造成了严重的伤害，酸枣叶片的 OEC 也受到了伤害，但伤害程度明显低于冬枣叶片。绿盲蝽为害导致冬枣叶片和酸枣叶片 *RC/CS* 下降(图 6：C；图 7：C)，表明光合作用 PSⅡ反应中心的失活；冬枣叶和酸枣叶的 J 点相对荧光的增加反映出 Q_A^- 的积累增加(图 5)，意味着 PSⅡ反应中心关闭程度增加(Haldiman and Stasser, 1999)，但是酸枣的叶片的变化幅度明显低于冬枣叶片。这也同时表明了酸枣叶片 PSⅡ的结构对绿盲蝽表现出较强的抗性。

光化学淬灭与光系统Ⅱ(PSⅡ)的光化学反应有关，它反映了光系统Ⅱ稳定性原初电子受体 Q_A 的还原状态，是由于 Q_A^- 的重新氧化引起的。*qP* 值愈大，说明 Q_A^- 重新氧化成为 Q_A 的量愈大，也就是光系统Ⅱ的电子传递活性愈大；反之，则说明光系统Ⅱ的电子传递活性变小(王可玢等, 1997)。本研究表明，绿盲蝽为害后冬枣叶片的光系统Ⅱ的电子传递活性变小了，而酸枣叶片光系统Ⅱ的电子传递活性没有受到绿盲蝽为害的影响。绿盲蝽为害后冬枣叶片的 *φEo* 相对于对照明显降低，而酸枣叶片只在 5 和 7 d 相对于对照降低，且降低幅度明显低于冬枣。绿盲蝽为害严重影响了枣树叶片光系统的电子传递，但酸枣叶片对绿盲蝽的抗性明显高于冬枣叶片。

NPQ 可以反映 PSⅡ光能的非辐射性热耗散能力(朱新广等, 1999)。光系统通过提高非辐射性热耗散可以消耗 PSⅡ吸收的过多光能，从而起到保护 PSⅡ反应中心免受因吸收过多光能而引起的光氧化伤害(朱新广等, 1999)。而在本研究中，绿盲蝽为害后冬枣和酸枣叶片的 *NPQ* 相对于对照均有明显增加，虽然冬枣叶片 *NPQ* 的增加幅度高于酸枣，但是差异不大。绿盲蝽为害对酸枣叶片的光合效率，光系统的结构和电子传递的影响均明显低于冬枣叶片，而 *NPQ* 却与冬枣叶片增加的幅度差异不明显，这表明酸枣叶片的通过增加热耗散消耗，来减轻光合机构受到受害，使酸枣叶片表现出了较强的抗性，这也是绿盲蝽为害后酸枣叶片光合速率降低程度较小的原因。

酸枣叶片的光合生理过程对绿盲蝽为害相对于冬枣表现出了较高的抗性。稻株受白背飞虱 *Sogatella furcifera* 为害后，感虫品种光合作用速率下降率比抗虫品种明显(陈建明等, 2000, 2003)。酸枣在受到非生物胁迫(如干旱、盐碱等胁迫时)叶片光合速率降低的程度也明显低于梨枣、冬枣等鲜食品种(徐呈祥, 2011)。酸枣受到生物胁迫和非生物胁迫光合作用均表现出较强的抗性，这可能与酸枣叶片解剖结构(栅栏组织以及海绵组织的数量)以及叶片厚度，与鲜食品种不同有关(刘学师等, 2004)。酸枣叶片的叶绿素代谢过程以及光合机构

和功能受到绿盲蝽的影响程度也明显低于冬枣，这可能是绿盲蝽为害后诱导的酸枣叶片抗性强于冬枣叶片。

参考文献（References）

Burd JD, Elliott NC, 1996. Changes in chlorophyll a fluorescence induction kinetics in cereals infested with Russian wheat aphid (Homopetra: Aphididea). *J. Econ. Entomol.*, 89(5): 1332–1337.

Chen GY, Yu GL, Chen Y, Xu DQ, 2006. Exploring the observation methods of photosynthetic responses to light and carbon dioxide. *J. Plant Physiol. Mol. Biol.*, 32(6): 691–696. [陈根云，俞冠路，陈悦，许大全，2006. 光合作用对光和二氧化碳响应的观测方法探讨. 植物生理与分子生物学学报，32(6): 691–696]

Chen JM, Yu XP, Chen JW, Lu ZX, Cheng JA, Tao LY, Zheng XS, Xu HX, 2003. Relationship between photosynthesis changes in leaves of rice plants infested by whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* Horvath and its resistance. *J. Nucl. Agric. Sci.*, 17(6): 423–426. [陈建明，俞晓平，陈俊伟，吕仲贤，程家安，陶林勇，郑许松，徐红星，2003. 水稻植株光合作用能力的变化与其抗白背飞虱的关系. 核农学报，17(6): 423–426]

Chen JM, Yu XP, Ge XC, Lu ZX, Cheng JA, Yan HL, Liu GJ, Zheng XS, Tao LY, Kong LJ, 2000. Some physiological changes of rice plants infested by the white-backed plant hopper, *Sogatella furcifera*. *Chin. J. Rice Sci.*, 14(1): 43–47. [陈建明，俞晓平，葛秀春，吕仲贤，程家安，颜红岚，刘光杰，郑许松，陶林勇，孔令军，2000. 水稻植株防御白背飞虱为害的某些生理反应. 中国水稻科学，14(1): 43–47]

Christen D, Schönmann S, Jermini M, Strasser RJ, Défago G, 2007. Characterization and early detection of grapevine (*Vitis vinifera*) stress responses to esca disease by *in situ* chlorophyll fluorescence and comparison with drought stress. *Environ. Exp. Bot.*, 60(3): 504–514.

Franzen LD, Gutsche AR, Heng-Moss TM, Higley LG, Macedo TB, 2008. Physiological responses of wheat and barley to Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Mordvilko) and bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hemiptera: Aphididae). *Arthropod-Plant Interact.*, 2(4): 227–235.

Haldimann P, Strasser RJ, 1999. Effects of anaerobiosis as probed by the polyphasic chlorophyll a fluorescence rise kinetic in pea (*Pisum sativum* L.). *Photosynth. Res.*, 62(1): 67–83.

Hou BS, Liu AF, Li ZZ, Wang B, Wang L, 2006. The occurrence and integrated control of *Apolygus lucorum* on jujube in northern Shandong province. *Deciduous Fruits*, 2(21): 30–31. [侯宝顺，刘爱凤，李自占，王斌，王利，2006. 绿盲蝽在鲁北冬枣上的发生及综合防治. 落叶果树，2(21): 30–31]

Krause GH, Weis E, 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis-the basics. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 42: 313–349.

Labandeira CC, Phillips TL, 1996. Insect fluid-feeding on upper pennsylvanian tree ferns (Palaeodictyoptera, Marattiales) and the early history of the piercing-and-sucking functional feeding group. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 89: 157–183.

Larson KC, 1998. The impact of two gall-forming arthropods on the photosynthetic rates of their hosts. *Oecologia*, 115 (1–2): 161–166.

Li LM, Men XY, Ye BH, Yu Y, Zhang AS, Li LL, Zhang SC, Zhou XH, 2012. Occurrence and management of fruit mirids. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 49(3): 793–801. [李林懋，门兴元，叶保华，于毅，张安盛，李丽莉，张思聪，周仙红，2012. 果树盲蝽的发生与防控技术. 应用昆虫学报，49(3): 793–801]

Li QL, Tan W, Xue M, Zhao HP, Wang CX, 2013. Dynamic changes in photosynthesis and chlorophyll fluorescence in *Nicotiana tabacum* infested by *Bemisia tabaci* (Middle East-Asia Minor 1) nymphs. *Arthropod-Plant Interact.*, 7(4): 431–443.

Lin TB, Schwartz A, Saranga Y, 1999. Photosynthesis and productivity of cotton under silverleaf whitefly stress. *Crop Sci.*, 39(1): 174–184.

Liu MJ, 1999. Advances in taxonomy study on the genus *Ziziphus*. *Acta Hortic. Sin.*, 26(5): 302–308. [刘孟军，1999. 枣属植物分类学研究进展——文献综述. 园艺学报，26(5): 302–308]

Liu T, 2010. Studies on the Occurrence and Control Measures of *Lygus lcorum* Mayer in Jujube in Tianjin Region. MSc Thesis, Tianjin Agricultural University, Tianjin. [刘涛，2010. 天津地区枣树绿盲蝽的发生规律及防治措施研究. 天津：天津农学院硕士学位论文]

Liu XS, Ren YX, Ren XL, 2004. Study on the relation of tissue structure and drought resistance on *Zizyphus spinesus* (Bunge) Hu. leaf. *Journal of Henan Vocation-Technical Teachers College*, 32(1): 45–47. [刘学师，任永信，任小林，2004. 酸枣叶片组织结构与抗旱性的研究. 河南职业技术师范学院学报，32(1): 45–47]

Lu YH, Wu KM, Jiang Y, Xia B, Li P, Feng H, Wyckhuys KAG, Guo YY, 2010. Mirid bug outbreaks in multiple crops correlated with wide-scale adoption of Bt cotton in China. *Science*, 328(5982): 1151–1154.

McAuslane HJ, Chen J, Carle RB, Schmalstig J, 2004. Influence of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) infestation and squash silverleaf disorder on zucchini seedling growth. *J. Econ. Entomol.*, 97(3): 1096–1105.

Nabity PD, Zavala JA, DeLucia EH, 2009. Indirect suppression of photosynthesis on individual leaves by arthropod herbivory. *Ann. Bot.*, 103(4): 655–663.

Schaffer B, Mason LJ, 1990. Effects of scale insect herbivory and shading on net gas-exchange and growth of a subtropical tree species (*Guaiacum sanctum* L.). *Oecologia*, 84(4): 468–473.

Strasser BJ, 1997. Donor side capacity of photosystem Ⅱ probed by chlorophyll *a* fluorescence transients. *Photosynth. Res.*, 52(2): 147–155.

Wang KB, Xu CH, Zhao FH, Tang CQ, Dai YL, 1997. The effects of water stress on some *in vivo* chlorophyll a fluorescence parameters of wheat flag leaves. *Acta Biophys. Sin.*, 13(2): 273–278. [王可玢，许春辉，赵福洪，唐崇钦，戴云玲，1997. 水分胁迫对小麦旗叶某些体内叶绿素 a 荧光参数的影响. 生物物理学报，13(2): 273–278]

Wei SY, Xiao LB, Tan YA, Zhao HX, Bai LX, 2010. Changes of physiological indices of host plants infested by *Lgus lucorum* Meyer-

Dǜr (Hemiptera: Miridae). *Acta Phytophyl. Sin.*, 37(4): 359 - 364. [魏书艳, 肖留斌, 谭永安, 赵洪霞, 柏立新, 2010. 不同寄主受绿盲蝽危害后生理代谢指标的变化. 植物保护学报, 37(4): 359 - 364]

Wu KM, Li W, Feng H, Guo YY, 2002. Seasonal abundance of the mirids, *Lygus lucorum* and *Adelphocoris* spp. (Hemiptera: Miridae) on Bt cotton in northern China. *Crop Prot.*, 21(10): 997 - 1002.

Xu CX, 2011. Leaf gas exchange characteristics of Chinese jujube and sour date under iso-osmotic drought, salt and alkaline stresses. *South China Fruits*, 40(6): 18 - 23. [徐呈祥, 2011. 等渗透势干旱、盐、碱胁迫下枣和酸枣叶片气体交换的响应. 中国南方果树, 40(6): 18 - 23]

Zangerl AR, Hamilton JG, Miller TJ, Crofts AR, Oxborough K, Berenbaum MR, De Lucia EH, 2002. Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 99(2): 1088 - 1091.

Zhao SJ, Shi GA, Dong XC, 2002. Plant Physiology Experiment Instruction. Chinese Agricultural Science and Technology Press, Beijing. 55 - 57. [赵世杰, 史国安, 董新纯, 2002. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业科学技术出版社. 55 - 57]

Zhou GF, Guo YX, 1998. Guard against the catastrophic harm caused by mirid bugs on jujube. *Deciduous Fruits*, (1): 56 - 56. [周广芳, 郭裕新, 1998. 警惕盲蝽对枣的灾难性危害. 落叶果树, (1): 56 - 56]

Zhu XG, Zhang QD, Kuang TY, 1999. Effects of NaCl stress on light utilization and dissipation of PS Ⅱ. *Acta Biophys. Sin.*, 15(4): 787 - 791. [朱新广, 张其德, 匡廷云, 1999. NaCl 胁迫对 PS Ⅱ 光能利用和耗散的影响. 生物物理学报, 15(4): 787 - 791]

Zvereva EL, Lanta V, Kozlov MV, 2010. Effects of sap-feeding insect herbivores on growth and reproduction of woody plants: a meta-analysis of experimental studies. *Oecologia*, 163(4): 949 - 960.

(责任编辑: 赵利辉)